

Revision der Gattung *Chironomus* Meigen  
(Diptera) VII: *C. muratensis* n. sp.  
und *C. nudiventris* n. sp., Geschwisterarten  
aus der *plumosus*-Gruppe

von

H. M. RYSER \*, A. SCHOLL \* und W. WÜLKER \*\*

Mit 10 Abbildungen und 6 Tabellen

ABSTRACT

**Revision of the genus *Chironomus* Meigen (Dipt.). VII. *C. muratensis* n. sp. and *C. nudiventris* n. sp., sibling species of the *plumosus*-group.** — Two new species of the genus *Chironomus* (Chironomidae, Diptera), *C. muratensis* and *C. nudiventris*, are described using karyological, morphological and phenological criteria. Both are closely related to *C. plumosus* and occur sympatrically with this species in the lake of Murten (Switzerland). The diagnosis is mainly based on chromosomal differences. The larvae of *C. muratensis* are of the *semireductus*-type, those of *C. nudiventris* of the *reductus*-type. Adults cannot be distinguished from each other and from *C. plumosus* by morphological characters. Seasonal and in particular diurnal differences in the pattern of egg deposition are reported. An attempt is made to define a *plumosus* species-group.

EINLEITUNG

*Chironomus plumosus* L. ist eine holarktisch verbreitete (WÜLKER *et al.* 1968), in der Literatur häufig genannte Zuckmücke, deren Larven ein charakteristisches Faunenelement in Sedimenten eutropher Seen sind. Ihre Identifikation ist aus zwei Gründen erschwert: Erstens ist die individuelle Variabilität innerhalb der Art sehr hoch. STRENZKE (1959) z.B. wies für Populationen aus dem Grossen Plöner-See und

\* H. M. Ryser und Prof. Dr. A. Scholl: Zoologisches Institut, Baltzer-Strasse 3, CH-3012 Bern, Schweiz.

\*\* Prof. Dr. W. Wülker, Biologisches Institut I, Albertstrasse 21a, D-7800 Freiburg, BRD.

aus Weidetümpeln bei Dangast beträchtliche Unterschiede in Grössenmassen und Pigmentierung der Imagines nach, ausserdem hatte die Seeform eine deutlich schlechtere Aufzuchttrate. Cytologische Unterschiede zwischen diesen See- und Tümpelformen hat KEYL (1962) festgestellt. Zu vergleichbaren Ergebnissen in anderen geographischen Regionen kamen KRIEGER-WOLFF & WÜLKER (1971) und BÜRKI *et al.* (1978). Generell erschwert ein hohes Mass an Inversions-Polymorphismus die cytotaxonomische Diagnose von *C. plumosus* (PEDERSEN 1978; MAKSIMOVA 1976). Im Hinblick auf die Larvenmorphologie haben schon THIENEMANN & STRENZKE (1951) darauf hingewiesen, dass die Länge der tubuli ventrales am 8. Abdominalsegment vom „*plumosus*-Typ“ bis zum „*semireductus*-Typ“ verkürzt sein kann. Auch andere Autoren konstatieren derartige Unterschiede (SAETHER 1975; PETROVA & MAKSIMOVA 1978; MAKSIMOVA & PETROVA 1978).

Zweitens gibt es Arten, die *C. plumosus* sehr nahe stehen. KLÖTZLI (1974) wies auf die nahe Verwandtschaft von *C. nuditarsis* zu *C. plumosus* hin. PETROVA & MAKSIMOVA (1978) glauben, dass bestimmte *plumosus*-nahe Karyotypen gute Arten sind. Zwei andere, *C. plumosus* nahestehende Karyotypen, sind von RYSER *et al.* (1980) im Murtensee (Schweiz) gefunden worden. Während die aus den Gelegen gezogenen Imagines von *C. plumosus* nicht zu unterscheiden waren, traten bei den Larven distinkte Unterschiede zu *C. plumosus* auf. Ebenso sind ökologische Differenzen gefunden worden. Es besteht kein Zweifel, dass die beiden neuen Karyotypen zwei bisher nicht bekannte Arten repräsentieren. Aufgabe der vorliegenden Untersuchung ist es, diese beiden Arten, *C. muratensis* n. sp. und *C. nudiventris* n. sp., die an früherer Stelle als *C. sp.* 3 und *C. sp.* 7 bezeichnet wurden (GEIGER *et al.* 1978; RYSER *et al.* 1978, 1980; SCHOLL *et al.* 1980; WÜLKER *et al.* 1981), von einander und von *C. plumosus* abzugrenzen.

## MATERIAL UND METHODEN

Die Artbeschreibung stützt sich auf Untersuchungsmaterial aus Gelegeaufzuchten. Die Gelege sind am kleinen Bootshafen bei Murten eingesammelt worden. Teilgelege (etwa 150 Eier) wurden in Zuchtgefässen (20 × 10 × 10 cm) auf Zellstoff als Substrat aufgezogen. Die Larven wurden mit Tetraphyll gefüttert. Die Zuchttemperatur betrug 20° C, die Beleuchtung 18 Std/Tag.

Die Präparation der Speicheldrüsenchromosomen erfolgte nach KEYL & KEYL (1959) sowie ROSIN & FISCHER (1965). Imagines wurden frühestens 24 Std. nach dem Schlüpfen in 70% Äthanol fixiert, Präparation nach SCHLEE (1966), Terminologie nach STRENZKE (1959) und SAETHER (1980). In der Bezeichnung der Strukturvarianten der Chromosomen von *C. plumosus* folgen wir ROSIN und Mitarbeitern (ROSIN & FISCHER 1965, 1968; FISCHER & ROSIN 1967; ROSIN, unveröffentlicht; siehe hierzu auch BÜRKI *et al.* 1978). Die Strukturvarianten A1 und A2 sowie F1 und F2 entsprechen den bei KEYL (1962) beschriebenen Strukturvarianten AI, AII, FI und FII. Die Strukturvarianten B1 und B2 unterscheiden sich durch dieselbe Inversion, welche bei *C. nuditarsis* von FISCHER (1969) beschrieben worden ist. Die Strukturvariante B2 entspricht der von KEYL & KEYL (1959), Tafel 10 unten, abgebildeten Strukturvariante 1 L wie auch der Fig. 4a (= B St/St) bei PEDERSEN (1978). Die Strukturvariante C1 kann von dem bei KEYL & KEYL (1959) abgebildeten Chromosomenarm 2a L nicht unterschieden werden. Die Strukturvariante C2 leitet sich davon durch eine einfache Inversion ab (ROSIN, unveröffentlicht). Wegen der zentralen Stellung der Chromosomenmorphologie für die Artunterscheidung stellen wir auf Tafeln I und II auch bisher nicht publizierte Strukturvarianten von *C. plumosus* dar.

Angaben über Inversionshäufigkeiten bei *C. muratensis* und *C. nudiventris* stützen sich auf Freiland-Larvenfänge und zusätzlich, da die beiden Arten in Larvenfängen nur selten vertreten waren, auf Tiere aus Gelegeaufzuchten. Hierzu sind von jeder Geschwisterschaft zwei willkürlich gewählte Chromosomenpräparate herangezogen worden.

Da die Imagines von *C. muratensis* und *C. nudiventris* nicht voneinander und auch nicht von *C. plumosus* unterscheidbar sind, wurde die Phänologie der Arten auf dem Umweg über die Aufzucht von Freilandgelegen untersucht. Da neben jahreszeitlichen auch tageszeitliche Unterschiede im Auftreten der Arten am Laichplatz bestehen, ist der nachfolgend geschilderte Untersuchungsansatz gewählt worden: Von Mitte April bis Mitte Oktober haben wir in zwei- bis vierwöchigen Abständen Laichmücken gefangen. An den einzelnen Untersuchungstagen wurden in viertelstündlichen Intervallen über die gesamte Zeit des abendlichen Laichens jeweils nach Möglichkeit vier bis acht Gelege eingesammelt. Wegen des hohen Arbeitsaufwandes und Platzbedarfes bei der Aufzucht musste die Anzahl der eingesammelten Gelege beschränkt bleiben. Aus den gleichen Gründen konnten die Untersuchungstage auch nicht in enger gestaffelten Zeitabständen gewählt werden.

Gleichzeitig mit dem Einsammeln der Gelege wurde die Laichaktivität (= Häufigkeit laichender Mücken am Untersuchungsplatz) geschätzt, indem wir über der Wasserlinie zehn Holzbretter (30 × 30 cm) aufstellten und in viertelstündlichen Intervallen die Anzahl der darauf laichenden Mücken ermittelten. Als Mass für die Laichaktivität berechneten wir die Anzahl laichender Mücken pro 100 cm<sup>2</sup>.

## ERGEBNISSE

### 1. KARYOTYP-ANALYSE

#### *Chironomus muratensis* n. sp.

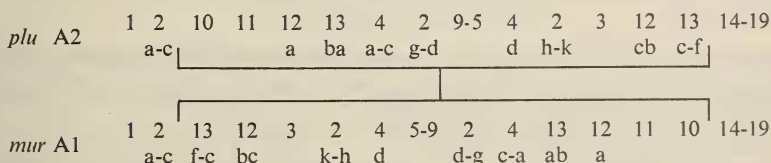
= *C. sp.* 3 GEIGER *et al.* 1978, Larve

= *C. sp.* 3 RYSER *et al.* 1980, Karyotyp

= *C. sp.* 3 SCHOLL *et al.* 1980, Enzymatik

Armkombination: AB, CD, EF, G (*thummi*-Komplex)

*Arm A*: Der häufigste Strukturtyp A1 (Abb. 1a) ist durch eine einfache Inversion von *C. plumosus* A2 (KEYL 1962) abzuleiten (Abb. 1b) und ist leicht daran zu erkennen, dass die Gruppen 10 und 11 proximal liegen.



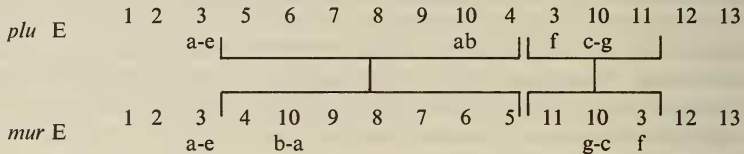
*Arm B*: Identisch mit *C. plumosus* B1. Bei beiden Arten kann im distalen Drittel des Armes ein Balbiani-Ring beobachtet werden (Abb. 2a).

*Arm C*: Die hantelartige Bandengruppe 2 nach KEYL (1957) liegt etwa in der Armmitte (Abb. 3b). Zwischen dieser und dem Centromer ist ein Nukleolus (N)

erkennbar. Die Struktur des C-Armes leitet sich durch eine einfache Inversion von der Strukturvariante C2 von *C. plumosus* ab (Abb. 3a).

*Arm D*: Die jeweils häufigste Strukturvariante von *C. muratensis* (Abb. 4b) und *C. nudiventris* (Abb. 4c) unterscheidet sich durch eine einfache Inversion. Die Beziehungen zum D-Arm von *C. plumosus* (Abb. 4a) sind unklar.

*Arm E*: Die Strukturvariante des E-Armes (Abb. 5a) von *C. muratensis* ist bisher bei keiner anderen *Chironomus*-art gefunden worden. Sie lässt sich ableiten über zwei Inversionen, die benachbarte Bereiche umfassen, von einer Strukturvariante des E-Armes, die bei *C. plumosus* und anderen Arten (s. KEYL 1962) auftritt.



*Arm F*: Mit *C. plumosus* identisch.

*Arm G*: Die Beziehungen zu *C. plumosus* sind nicht klar. Nukleolus und Balbiani-Ring sind an ähnlicher Stelle im Chromosom lokalisiert. Im Vergleich zu *C. plumosus* ist das G-Chromosom von *C. muratensis* (Abb. 6) gestreckter, fast immer gepaart, und die Banden sind deutlicher erkennbar.

*Typus*: Chromosomenpräparat Nr. 78.828.2, Naturhistorisches Museum Bern (Schweiz).

*Paratypen*. Chromosomenpräparate, Larven und Imagines im Naturhistorischen Museum Bern (Schweiz) und in der Zoologischen Staatssammlung München (BRD).

### Inversionspolymorphismus

In unserem Material sind die Arme A, B, D und G inversionspolymorph.

*Arm A*: Die Strukturvariante A2 entspricht der Variante A1 von *C. nudiventris*. A1 und A2 von *C. muratensis* unterscheiden sich also nicht durch einfache Inversionen und sind bei Heterozygoten dementsprechend nicht gepaart (Abb. 7).

Häufigkeit: A11: 142 A12: 3 A22: 0

(Die inversionsheterozygoten Tiere entstammen zwei verschiedenen Aufzuchten. Man könnte vermuten, dass es sich um Rückkreuzungsbastarde handelt, doch weisen sie in allen anderen Chromosomenarmen die artspezifischen Strukturvarianten von *C. muratensis* auf.)

*Arm B*: Die in unserem Material seltene Strukturvariante B2 leitet sich durch eine einfache, fast die ganze Armlänge umfassende Inversion von B1 ab. Die Inversionsgenen konnten nicht exakt festgelegt werden.

Häufigkeit: B11: 143 B12: 2 B22: 0

(Die inversionsheterozygoten Tiere entstammen zwei verschiedenen Aufzuchten.)

*Arm D*: Die Strukturvarianten D1 und D2 unterscheiden sich durch eine einfache, ziemlich kurze Inversion in der Armmitte (Klammer in Abb. 4b).

Häufigkeit: D11: 114 D12: 28 D22: 3

*Arm G*: Inversions-Heterozygotie wurde in zwei Fällen beobachtet.

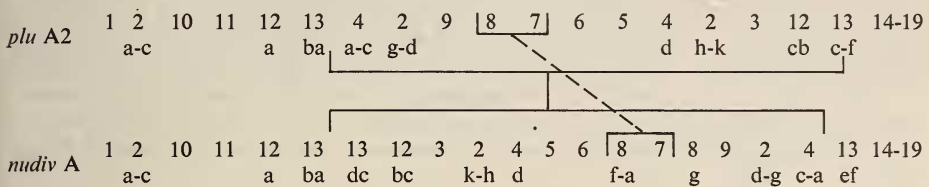
**Chironomus nudiventris** n. sp.

= *C. sp.* 7 RYSER *et al.*, 1980, Karyotyp

= *C. sp.* 7 SCHOLL *et al.*, 1980, Enzymatik

Armkombination: AB, CD, FEG (3 Chromosomen, modifizierter *thummi*-Komplex, vgl. MARTIN *et al.* 1974)

*Arm A*: Die Querscheibenfolge lässt sich durch eine lange und eine kurze Inversion von *C. plumosus* A2 ableiten (Abb. 1c).



*Arm B*: Von *C. plumosus* durch eine einfache Inversion abzuleiten. Oft ist ein Balbiani-Ring (homolog demjenigen von *C. muratensis*) etwa in Armmitte zu sehen (Abb. 2b).

*Arm C*: Die markante Hantel (Gruppe 2 nach KEYL 1957) ist proximal der Armmitte gelegen. Im Gegensatz zu *C. muratensis* ist kein Nukleolus zu beobachten. Die Struktur des Armes ist von *C. plumosus* C2 (Abb. 3a) durch eine Inversion mit zusätzlicher Umstellung einer Bandengruppe herzuleiten (Abb. 3c).

*Arm D*: Von *C. muratensis* D1 durch eine einfache Inversion abzuleiten (Abb. 4b). Die Beziehungen zu *C. plumosus* sind unklar.

*Arm E*: Identisch mit *C. plumosus* (Abb. 5b).

*Arm F*: Identisch mit *C. plumosus* F1 (KEYL 1962) und F von *C. muratensis*.

*Arm G*: An den E-Arm transloziert, oft ungepaart; der Nukleolus ist dem E-Arm benachbart, der Balbiani-Ring liegt distal.

*Typus*: Chromosomenpräparat Nr. 78.717.5b, Naturhistorisches Museum Bern (Schweiz).

*Paratypen*: Chromosomenpräparate, Larven und Imagines im Naturhistorischen Museum Bern und in der Zoologischen Staatssammlung München.

*Inversionspolymorphismus*

Inversionspolymorphismus wurde bisher in den Armen B, C und D festgestellt.

*Arm B*: Die Strukturvariante B2 unterscheidet sich von B1 durch eine kurze Inversion in der proximalen Hälfte des Armes (B12 s. Abb. 2b).

Häufigkeit: B11: 22 B12: 5 B22: 0

*Arm C*: Die Strukturvariante C2 konnte bisher nur in Kombination mit C1 heterozygot festgestellt werden. Da die Heterozygotenschlaufe jeweils stark geknäuelte vorlag, konnten die Grenzen der Inversion nicht festgelegt werden. C2 von *C. nudiventris* scheint nicht mit C2 von *C. plumosus* identisch zu sein.

Häufigkeit: C11: 22 C12: 5 C22: 0

Arm D: Die Strukturvariante D2 wurde nur einmal heterozygot beobachtet. Es scheint eine einfache Inversion vorzuliegen.

### Bastarde

Unter 237 Gelegen von *C. muratensis*, *C. nudiventris* und *C. plumosus* vom Murtensee wurden vier Bastard-Geschwisterschaften gefunden: ein F<sub>1</sub>-Bastard *C. muratensis* × *C. plumosus* und drei Rückkreuzungsbastarde, zwei davon *C. muratensis* × *C. nudiventris* und einer *C. muratensis* × *C. plumosus*. Bei den F<sub>1</sub>-Bastarden sind die homologen Chromosomen nicht oder höchstens über ganz kurze Abschnitte gepaart, auch wenn sie strukturidentisch sind wie der F-Arm. Diese Beobachtung konnte auch an Bastarden von *C. plumosus* × *C. nuditaris* (FISCHER UND ROSIN, 1967) und *C. duplex* × *C. occidentalis* (MARTIN *et al.*, 1980) gemacht werden, während bei *C. riparius* (= *thummi*) × *C. piger* (KEYL & STRENZKE 1956) die Homologen teilweise und bei *Camptochironomus*-Artbastarden (BEERMANN 1955) überwiegend gepaart sind. Rückkreuzungsbastarde sind an Y-förmig auseinanderklaffenden Chromosomen zu erkennen (FISCHER & ROSIN 1967).

Bei der Aufzucht der Bastard-Geschwisterschaften konnte keine auffällige Verminderung der Vitalität beobachtet werden.

## 2. LARVENMORPHOLOGIE

Bei den Larven beider Arten sind relativ kurze, aber deutlich erkennbare tubuli laterales am 7. Abdominalsegment vorhanden. *C. muratensis* besitzt kurze Ventraltubuli am 8. Abdominalsegment, deren Länge etwa der halben bis zwei Drittel Segmentbreite entspricht. Demzufolge lässt sich *C. muratensis* dem *semireductus*-Larventyp zuordnen. *C. nudiventris* trägt keine tubuli ventrales am 8. Abdominalsegment und gehört somit zum *reductus*-Larventyp (Larventypen nach LENZ 1954-1962).

Die Kopfkapsel beider Arten ist dorsal hell, die Gula in voller Länge braun-schwarz. Die Postoccipitalregion ist dunkel pigmentiert, jedoch meist nur im hinteren Teil, etwa bis Höhe der Mitte der Gula. Der basale Zahn der Mandibel ist annähernd ebenso schwarz wie die folgenden Zähne. Im Mentum (Abb. 8) ist der (von innen gezählt)

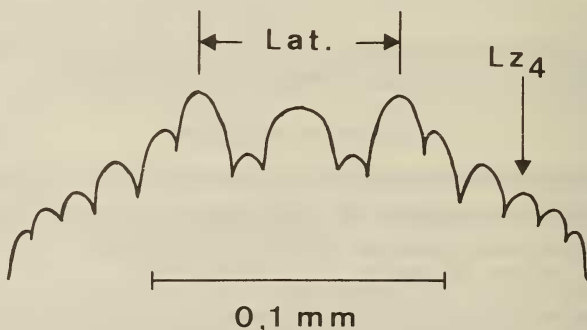


ABB. 8.

Schema des Mentums von *C. nudiventris*. Lat. = Abstand der beiden ersten Lateralzähne; Lz<sub>4</sub> = vierter Lateralzahn.

vierte Lateralzahn in seiner Länge intermediär zwischen drittem und fünftem Lateralzahn. Beim Mittelzahn sind die Seitenteile auffallend klein und deutlich vom Mittelteil abgesetzt. Der Mittelteil ist nur annähernd ebenso hoch wie an seiner Basis breit. In diesen Merkmalen der Kopfkapsel sind *C. muratensis* und *C. nudiventris* nicht unterscheidbar von *C. plumosus*. Allerdings ist bei *C. plumosus* die Postoccipitalregion gewöhnlich ausgedehnter pigmentiert, etwa bis zum Vorderrand der Gula.

TABELLE 1.

Mittelwerte und Variationsbereiche der Messungen an Larvenköpfen sowie Quotienten der Messwerte. Lat. = Abstand der ersten Lateralzähne (s. Abb. 8), A1 und A2 = Länge der Antennenglieder 1 und 2, B1 = Breite des Antennengliedes 1 gemessen auf der Höhe des Ringorganes, A1—R = Antennenglied 1 bis Ringorgan, Ez = Epipharynxzähne, n = Individuenzahl. Masse in  $\mu\text{m}$ .

	Lat.	A1	A2	B1	A1-R	Ez
<i>C. muratensis</i> (n = 24)	67,27 60–75	130,17 119–143	33,58 29–37	45,17 41–49	0,32 0,24–0,40	12,28 10–14
<i>C. nudiventris</i> (n = 28)	69,61 60–80	128,96 116–145	31,76 27–34	44,52 41–51	0,34 0,30–0,40	11,56 10–14
<i>C. plumosus</i> (n = 19)	92,71 85–102	160,84 143–172	35,79 32–41	49,37 44–54	0,31 0,28–0,34	13,38 10–20

	A1/B1	A1/A2	A2/B1	A1/Lat.	A2/Lat.	B1/Lat.
<i>C. muratensis</i>	2,87 2,61–3,09	3,89 3,58–4,23	0,74 0,67–0,84	1,94 1,75–2,17	0,50 0,44–0,57	0,67 0,59–0,80
<i>C. nudiventris</i>	2,91 2,66–3,16	4,05 3,66–4,34	0,73 0,63–0,79	1,88 1,72–2,07	0,46 0,41–0,52	0,63 0,52–0,75
<i>C. plumosus</i>	3,24 2,94–3,58	4,49 4,00–4,91	0,73 0,65–0,82	1,75 1,52–1,93	0,38 0,36–0,41	0,53 0,47–0,59

In Tabelle 1 sind Messwerte an Mentum und Antennengliedern sowie die Zahl der Epipharynx-Zähne zusammengestellt. Mittelwerte und Variationsbereiche sind bei *C. muratensis* und *C. nudiventris* jeweils nahezu identisch. Jedoch sind der Abstand der ersten Lateralzähne und die Länge des ersten Antennengliedes nahezu überschneidungsfrei von *C. plumosus* verschieden. Bei den aus den obigen Messwerten gebildeten Quotienten (Tabelle 1) ergeben sich ebenfalls nur gegenüber *C. plumosus* grössere Unterschiede, welche auf anders proportionierte Antennenglieder von *C. plumosus* hinweisen.

## 3. IMAGINALMORPHOLOGIE

Die männlichen Imagines von *C. muratensis*, *C. nudiventris* und *C. plumosus* sind einander sehr ähnlich. Die Färbung von Thorax und Abdomen scheint identisch. Die Hypopygien (Abb. 9 und 10) von *C. muratensis* und *C. nudiventris* können nicht voneinander unterschieden werden; sie zeigen ihrerseits gegenüber *C. plumosus* keine auffallenden Abweichungen.

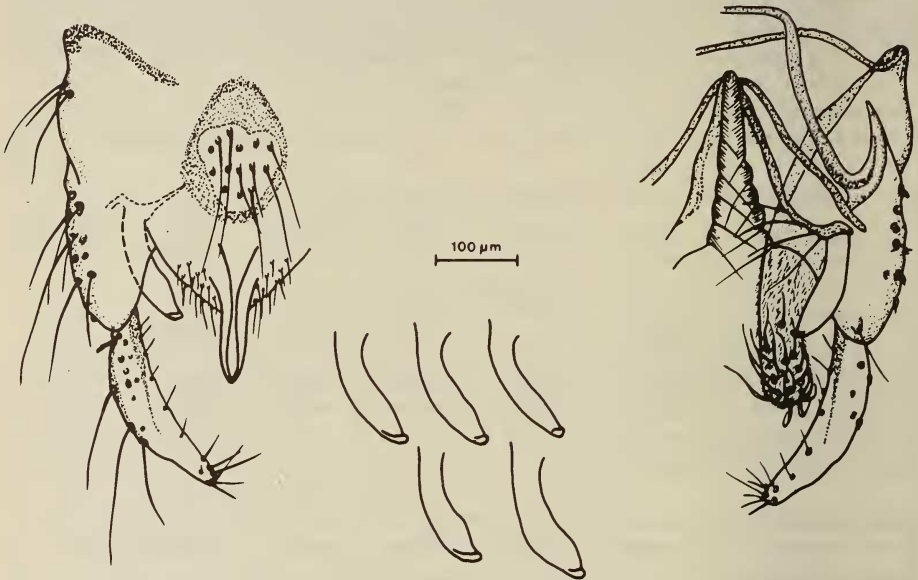


ABB. 9.

Hypopygium von *C. muratensis*. Dorsal- und Ventralteil getrennt dargestellt, ausserdem einige Varianten der Volsella (= Claspetten) eingezeichnet.

Die Tabelle 2 zeigt die Messdaten von Männchen aus Laichaufzuchten. Zum Vergleich wurden Messungen von STRENZKE (1959) an *C. plumosus* herangezogen. Dabei ist zu berücksichtigen, dass die Messwerte von STRENZKE bei *C. plumosus* vom Gr. Plöner-See an Freiland-Imagines, bei jenen von Dangast an Laboraufzuchten vorgenommen worden sind (keine Angaben zur Aufzuchttemperatur).

Unterschiede zwischen den drei Arten aus dem Murtensee lassen sich in fast allen Messwerten und Quotienten feststellen. Die entsprechenden Mittelwerte zwischen dem Artenpaar *C. muratensis* — *C. nudiventris* und *C. plumosus* weichen meist statistisch voneinander ab ( $z$ -Test nach RIEDWYL 1975;  $P < 0,05$ ), *C. muratensis* und *C. nudiventris* unterscheiden sich statistisch nur in wenigen Werten (BR, PR  $Ta_{1,2,5}$ ). Im Durchschnitt sind die Flügel bei den beiden neuen Arten kürzer als bei *C. plumosus*. Die mittlere Zahl der Thoraxborsten und der Borsten des Analtergits ist bei *C. plumosus* höher,



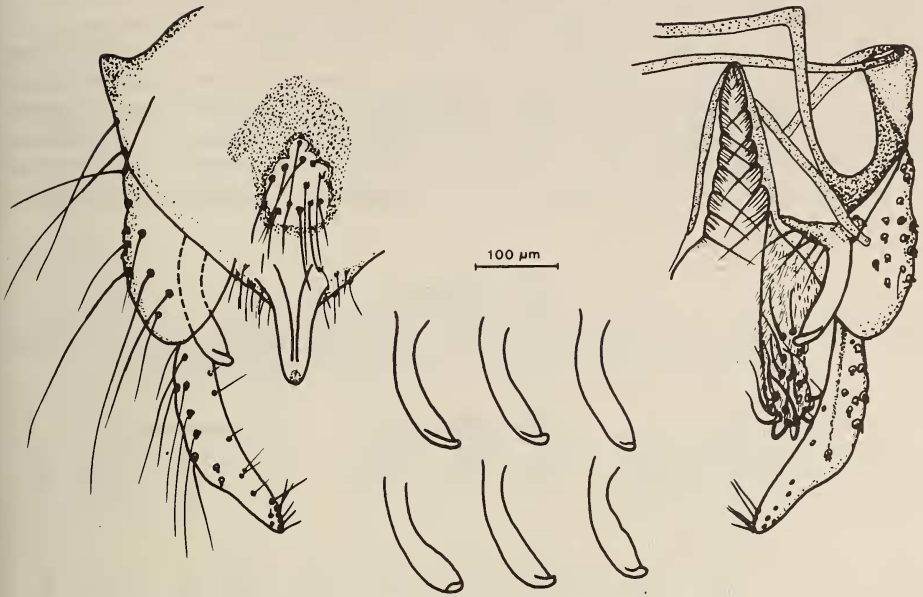


ABB. 10.

Hypopygium von *C. nudiventris*. Erklärung s. Abb. 9.

TABELLE 2.

Mittelwerte und Variationsbereiche imaginaler Merkmale. AR = Quotient Geisselglied/basale Geisselglieder der Antenne, dm = Dorsomedianborsten, dl = Dorsolateralborsten, pa = Präalarborsten, sa = Subalarborsten, sc = Scutellarborsten, PRFe—PRTa<sub>5</sub> = Quotient der betreffenden Vorderbeinglieder mit der Tibia, BR = Quotient längste Borste Ta<sub>1</sub>/Breite dieses Gliedes, sti = innere Borsten des Gonostylus, am = Analtersgitborsten, n = Individuenzahl.

	AR	dm	dl	pa	sa	sc	Flügel-L. (mm)	PRFe
<i>C. muratensis</i>	4,81 4,41–5,43	23,1 18–28	45,0 33–59	7,9 7–11	1,5 1–3	60,9 45–88	4,39 3,98–5,29	1,00 0,98–1,02
<i>C. nudiventris</i>	4,81 4,46–5,56	23,7 19–30	41,9 32–49	7,6 6–9	1,6 1–2	53,6 43–63	4,31 3,76–4,65	1,00 0,97–1,06
<i>C. plumosus</i> Murtensee	5,28 4,55–5,63	24,4 18–31	51,3 41–61	9,2 7–12	2,6 1–5	54,9 45–67	4,91 4,45–5,45	0,97 0,93–1,02
<i>C. plumosus</i> Plöner See (Strenzke, 1959)	5,4 4,8–5,2	23,9 17–34	58,7 48–74	10,3 7–14	3,0 2–5	65,7 54–71	6,4 5,9–6,9	0,93 0,89–0,96
<i>C. plumosus</i> Dangast (Strenzke, 1959)	5,3 5,0–5,3	27,7 23–31	45,9 37–57	7,4 6–11	2,4 1–4	60,7 49–74	5,5 4,9–5,8	0,98 0,94–0,98

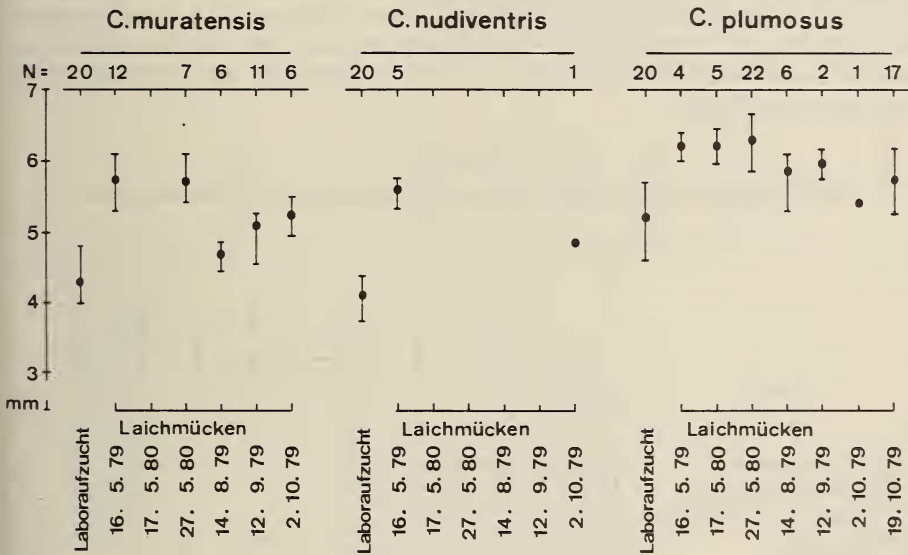
TABELLE 2. (Fortsetzung)

	PRTa <sub>1</sub>	PRTa <sub>2</sub>	PRTa <sub>3</sub>	PRTa <sub>4</sub>	PRTa <sub>5</sub>	Ta <sub>3</sub> /Ta <sub>2</sub>	BR	sti	am	n
<i>C. muratensis</i>	1,29 1,25-1,36	0,76 0,73-0,83	0,47 0,42-0,51	0,42 0,39-0,46	0,20 0,17-0,22	0,62 0,56-0,64	7,50 6,20-8,50	5,8 5-7	14,2 7-25	34
<i>C. nudiventris</i>	1,33 1,25-1,42	0,74 0,69-0,80	0,47 0,44-0,51	0,42 0,39-0,45	0,20 0,18-0,22	0,64 0,60-0,67	6,92 5,22-8,13	5,5 4-7	12,9 6-22	39
<i>C. plumosus</i> Murtensee	1,23 1,14-1,28	0,72 0,67-0,76	0,43 0,39-0,45	0,41 0,37-0,44	0,19 0,18-0,20	0,60 0,57-0,64	7,47 6,36-8,30	8,8 7-10	17,0 10-27	30
<i>C. plumosus</i> Plöner See	1,17 1,12-1,21	0,70 0,66-0,73	0,42 0,39-0,45	0,37 0,35-0,41	0,18 0,16-0,19	—	7,7 7,2-8,7	9,0 6-11	19,8 14-26	20
<i>C. plumosus</i> Dangast	1,24 1,20-1,29	0,76 0,69-0,79	0,47 0,43-0,49	0,43 0,41-0,45	0,19 0,18-0,21	—	6,8 6,1-7,3	8,0 7-9	15,6 10-22	20

die PR-Werte dagegen kleiner als bei *C. muratensis* und *C. nudiventris*.  $Ta_3/Ta_2$  ist ein aussergewöhnlicher Beinquotient, der von KLÖTZLI (1974) zur Unterscheidung (der Weibchen) von *C. plumosus* und *C. nuditarsis* benutzt worden war. Auch in diesem Quotienten sind die drei Arten sehr ähnlich. Insgesamt bieten aber die Werte der Tabelle 2 keine Möglichkeit zur Differentialdiagnose, weil sie sich ausnahmslos überschneiden. Der Vergleich der *C. plumosus*-Imagines vom Murtensee mit denjenigen von STRENZKE zeigt zudem, dass die intraspezifische Variabilität fast ebenso gross ist wie die interspezifischen Unterschiede zu *C. muratensis* und *C. nudiventris*.

TABELLE 3.

Flügelängen (in mm, Mittelwerte und Variationsbereiche) weiblicher Imagines aus Laboraufzuchten und Freilandfängen (zu eingesammelten Gelegen gehörige Laichmücken).



Die Flügelängen weiblicher Imagines sind aus Tabelle 3 ersichtlich, welche Messwerte an Laboraufzuchten und an Freilandfängen enthält. Bei den Laboraufzuchten sind wie bei den männlichen Imagines die Flügel von *C. muratensis* und *C. nudiventris* im Mittel kürzer als bei *C. plumosus*. Aber auch intraspezifisch sind beträchtliche Unterschiede festzustellen. Tiere aus Laboraufzuchten besitzen jeweils durchschnittlich die kürzesten Flügel. Bei *C. muratensis* und *C. plumosus* zeigt sich eine bemerkenswerte jahreszeitliche Abhängigkeit der Flügelänge. Im Mittel sind die Flügel von Tieren aus dem Frühjahr länger als von jenen im Sommer und Herbst, allerdings dürfte die kleine Zahl der Mücken nicht den ganzen Umfang der Variationsbreite abdecken. KLÖTZLI (1974) hat an 355 Weibchen von *C. plumosus* aus dem Wohlensee Flügelängen von 4,41 bis 7,27 mm beobachtet.

## 4. VORKOMMEN UND VERBREITUNG

*C. muratensis* ist uns bisher nur vom Murtensee bekannt, *C. nudiventris* konnten wir dagegen auch im Wohlensee bei Bern nachweisen (zwei cytologisch determinierte Larven). In umfangreichen Larvenproben aus Kleingewässern in der Umgebung von Bern ebenso wie in zwei Proben vom Vierwaldstätter- und Thunersee (je etwa 100 Larven) waren die beiden Arten nicht enthalten (RYSER *et al.* 1978 und unveröffentlichte Befunde). Aber auch in Aufsammlungen vom Murtensee kommen beide Arten nur vereinzelt vor. Das Artenspektrum einiger Proben vom Murtensee ist aus Tabelle 4 ersichtlich. Darin bildet eine einzelne Probe, die ausschliesslich *C. muratensis* enthielt, die Ausnahme. Der Untergrund war an der betreffenden Untersuchungsstelle im Gegensatz zu den andern Fundorten sehr sandig und kaum schlammvermischt. Ob dies der Grund für das gehäufte Auftreten der Art ist, scheint zweifelhaft. Es ist auch denkbar, dass hier die Geschwisterschaft eines einzelnen Geleges erfasst worden ist, welche sich kaum ausgebreitet hatte. Trotz der Seltenheit der Larvenfunde scheint uns die Vermutung berechtigt, dass *C. muratensis* und *C. nudiventris* in ihrem Vorkommen auf Seen und seeartige Gewässer beschränkt sind und dort vornehmlich die ufernahen Flachwasserbereiche besiedeln.<sup>1</sup>

TABELLE 4.

*Das Chironomus-Artenspektrum aus tiefen und flachen Bereichen des Murtensees.*

Fundstelle	Datum	Wassertiefe in m	<i>C. plumosus</i>	<i>C. muratensis</i>	<i>C. nudiventris</i>	<i>C. bernensis</i>	<i>C. cingulatus</i>	<i>C. nuditarsis</i>	<i>C. sp. 2</i>	N
Bucht von Meyriez	30.4.79	10–15	35	2	1	—	—	—	1	39
Bucht Bad Murten	30.4.79	10–15	23	2	1	—	—	—	—	26
150 m vor Hafen Murten	15.2.77	9–13	130	—	—	—	—	1	—	131
Hafen Murten	3.11.76	1	3	10	—	68	5	14	—	100
Hafen Murten	21.3.77	1	21	3	—	69	4	8	2	107
An Hafenumauer Murten	3.79	0,5	—	21	—	—	—	—	—	21

## 5. PHÄNOLOGIE

Die Tabelle 5 gibt einen Ueberblick über die Artenzugehörigkeit der im Jahre 1979 eingesammelten Gelege. Danach wurde *C. muratensis* sogar häufiger gefunden als *C. plumosus*, *C. nudiventris* dagegen trat nur vereinzelt auf. Alle drei Arten sind von Mitte Mai bis Anfang Oktober gefunden worden, *C. nudiventris* jedoch nicht an allen Untersuchungstagen. Unter Berücksichtigung der in Tabelle 5 ebenfalls aus-

<sup>1</sup> ADDENDUM: *C. muratensis* konnte inzwischen auch in Larvenmaterial aus Ungarn nachgewiesen werden (Fonyod, Nyugati-övcsatorna, leg. Judit Moldovan), das Dr. G. Dévai, Debrecen, vermittelte.

gewiesenen Laichaktivität ergibt sich für *C. muratensis* ein ausgedehntes Laichmaximum während der Monate Juni und Juli. Während der Sommermonate war *C. muratensis* stets die dominierende Art am Untersuchungsplatz (Tabelle 6). *C. muratensis* dürfte jedoch zumindest partiell bivoltin sein, denn in Laboraufzuchten war nach zehn Wochen der überwiegende Teil der Larven geschlüpft. Auch für *C. nudiventris* ist Polyvoltinismus zu vermuten. Im Jahre 1978 ist diese Art auch im September relativ häufig gefunden worden (Tabelle 6). Laboraufzuchten zeigten in ihrer Entwicklungsgeschwindigkeit keine auffallenden Unterschiede zu *C. muratensis*.

TABELLE 5.

Artenspektrum in Gelegeaufsammlungen von zehn Untersuchungstagen des Jahres 1979. (Symbole zur Laichaktivität: - = 0,1, + = 0,1-1, ++ = 1-10, +++ = >10 laichende Mücken pro 100 cm<sup>2</sup>, zum Zeitpunkt des Laichmaximums).

	Laichaktivität	Zahl der Gelege	Gelege ohne Entwicklung	gefundene Arten					
				<i>C. plumosus</i>	<i>C. muratensis</i>	<i>C. nudiventris</i>	Chironomus Bastarde	<i>C. sp. 2</i>	nicht Chironomus
24. 4.79	—	6							6
9. 5.79	—	2		1				1	
16. 5.79	+	28		4	12	5	1	3	3
8. 6.79	+++	44	2	13	16		1	5	7
4. 7.79	+++	42	1	4	28	1			8
27. 7.79	++	20		13	5	1	1		
14. 8.79	*)	15	2	6	6				1
12. 9.79	++	36		2	12				22
2.10.79	+	11	1	1	6	1			2
19.10.79	—	17		17					
Total		221	6	61	85	8	3	9	49

\*) nicht bestimmt; Laichmückenfang 2015 Uhr begonnen, 2045 Uhr abgebrochen.

Es erscheint bemerkenswert, dass *C. nudiventris* in der Gelegeaufsammlung vom 16. Mai 1979 (Tabelle 5) relativ häufig auftrat zu einer Jahreszeit, in welcher an der Untersuchungsstelle erst geringe Laichaktivität registriert wurde. Dies könnte darauf hinweisen, dass *C. nudiventris* im Jahresverlauf etwas früher erscheint als *C. muratensis*.

In Tabelle 6 haben wir das Artenspektrum der Gelegeaufsammlungen in viertelstündlichen Intervallen an vier Untersuchungstagen (Sommer 1979 und Herbst 1978) zusammengestellt. Sehr auffallend sind Unterschiede zwischen den Arten bezüglich ihres tageszeitlichen Auftretens am untersuchten Laichplatz. Gelege von *C. nudiventris*, *C. plumosus* und *C. sp. 2* wurden jeweils nur zu Beginn des abendlichen Laichens

TABELLE 6.

Artenspektrum der Gelegeaufsammlungen in viertelstündlichen Intervallen von vier Untersuchungstagen (Symbole zur Laichaktivität s. Tabelle 5).

Datum	8.6.1979					4.7.1979					27.7.1979				3.9.1978					
Beginn des Intervalls (MEZ)	C. sp. 2	C. plumosus	C. muratensis	nicht Chironomus	Laichaktivität	C. nudiventris	C. plumosus	C. muratensis	nicht Chironomus	Laichaktivität	C. nudiventris	C. plumosus	C. muratensis	Laichaktivität	C. sp. 2	C. nudiventris	C. plumosus	C. muratensis	nicht Chironomus	Laichaktivität
1930															1	1	1		1	-
1945																5	1		3	-
2000																		5	4	+
2015																		3	4	-
2030	2	1			-		1		-		1		-					1	1	-
2045	3	8	1	1	-	1	2	1	1	-	1	6	-	-					4	-
2100		4	4	1	++	2	4		+		6		-	-					3	-
2115			4	1	++++		6		++				4	+						
2130			3	1	++++		5		++				1	-						
2145			2	2	++		6		+											
2200			2	1	+		3	2	+											
2215							2	2	-											
2230-								3	-											
2245																				

gefunden. *C. muratensis* war mit einer Verzögerung von etwa einer halben Stunde häufiger und zum Zeitpunkt höchster Laichaktivität an allen hier dargestellten Untersuchungstagen die einzige zur Gattung *Chironomus* gehörige Zuckmückenart. Bei den nochmals später laichenden Chironomiden handelt es sich um *Glyptotendipes ? pallens* (für die Bestimmung danken wir Herrn Dr. F. Reiss, Zoologische Staatssammlung, München).

Nach Tabellen 5 und 6 ist *C. muratensis* mit Abstand die häufigste *Chironomus* art am untersuchten Laichplatz. Diese Beobachtung steht in auffallendem Gegensatz zur relativen Häufigkeit der *Chironomus*-Arten in Larvenproben vom Murtensee (Tabelle 4), wonach *C. plumosus* ohne Zweifel die dominierende Art des Sees sein dürfte. Dieser Widerspruch deutet darauf hin, dass *C. plumosus* andere Laichplätze bevorzugt.

## DISKUSSION

### 1. KARYOTYP

Die cytotonomischen Gründe, die hier beschriebenen Taxa *muratensis* und *nudiventris* als Arten aufzufassen, liegen im wesentlichen darin, dass trotz Sympatrie

mit *C. plumosus* eine klare Paarungsselektion besteht. Die betreffenden Karyotypen können nicht als Extreme eines Gradienten von Inversionspolymorphismus gelten, da Übergänge durch Heterozygotie fehlen. Es sind zwar vereinzelt Bastard-Geschwisterchaften beobachtet worden, bei welchen jedoch die homologen Chromosomen ungepaart bleiben, auch wenn sie strukturidentisch sind. *C. muratensis* und *C. nudiventris* unterscheiden sich voneinander und von *C. plumosus* in vier von sechs untersuchten Chromosomenarmen. Zudem weist *C. nudiventris* durch G-EF-Translokation nur drei Chromosomen auf. Dies kann nicht als balancierter Translokationspolymorphismus gedeutet werden, da ein solcher bisher in Wildpopulationen von Chironomus nicht nachgewiesen ist (FISCHER 1978).

Die cytologische Unterscheidung der drei Arten bereitet keine Schwierigkeiten. Auffälligstes Erkennungsmerkmal von *C. nudiventris* ist das an das EF-Chromosom translozierte G-Chromosom. *C. muratensis* kann anhand der bisher unbekanntem Strukturtypen des A- und E-Armes diagnostiziert werden. Besonders leicht erkenntlich sind die ungewöhnlich weit proximal liegenden Bandengruppen 10 und 11 im A-Arm. *C. muratensis* zeigt cytologisch grosse Ähnlichkeit mit dem Karyotyp der *semireductus*-Larven der von MAKSIMOVA & PETROVA (1978) untersuchten Population Krasnoe, jedoch bestehen nach den dort publizierten Strukturtypen-Analysen Unterschiede in den Armen A und E.

Aufgrund der Karyotypen fassen wir die beiden neuen Arten mit *C. plumosus* als *plumosus*-Gruppe zusammen. Dabei ist vor allem die Tatsache bemerkenswert, dass sie identische Bandenmuster im F-Arm aufweisen. Bisher war dieser Strukturtyp nur von *C. plumosus* bekannt. Doch sind auch in Russland Karyotypen gefunden worden, die im F-Arm mit *C. plumosus* identisch sind, in anderen Armen aber von ihm abweichen (BELYANINA 1976; MAKSIMOVA & PETROVA, 1978; PETROVA & MAKSIMOVA 1978). Bisher hat *C. nuditarsis* als *C. plumosus* nächst verwandte Art gegolten (KLÖTZLI 1974). Beide Arten differieren offenbar in sechs von sieben Chromosomenarmen (RYSER, unveröffentlicht), stehen also einander nicht so nahe wie die hier beschriebenen Arten. Nach SCHOLL *et al.* (1980) bestehen auch enzymologisch zwischen *C. plumosus* und *C. nuditarsis* keine besonders nahen Beziehungen.

## 2. LARVEN

Die drei Arten der *plumosus*-Gruppe lassen sich in unserem Material drei verschiedenen LENZ'schen Larventypen (LENZ 1954-1962) zuordnen, *C. muratensis* zum *semireductus*-, *C. nudiventris* zum *reductus*- und *C. plumosus* zum *plumosus*-Larventyp. Es ist jedoch unbestritten, dass in Grenzfällen die Zuordnung einer Larve zum *semireductus*- oder *plumosus*-Larventyp Ermessenssache sein kann.

THIENEMANN & STRENZKE (1951) stellten fest, dass *C. plumosus* in der Ostsee Larven vom *semireductus*-Typ habe. Die dubiose *C. plumosus* var. *flaveolus* Meig. (= *ferrugineovittatus* Zett.) ist mit dem *reductus*-Larventyp in Verbindung gebracht worden (HENNING 1948). Auch in der neueren Literatur wurden Larven des *semireductus*- und *reductus*-Typs zu *C. plumosus* gestellt, selbst wenn die Artdiagnose cytologisch (in allen Armen?) überprüft worden war (SAETHER 1975). MAKSIMOVA & PETROVA (1978) und PETROVA & MAKSIMOVA (1978) fanden Larven vom *semireductus*- und *reductus*-Typ, deren Chromosomen nicht alle mit *C. plumosus* identisch waren, haben aber die betreffenden Taxa nicht als Arten beschrieben. Diese Karyotypen (*semireductus*-Larventypen der Populationen Krasnoe und Omsk, *reductus*-Larventypen der Populationen Beloe und Novosibirsk mit vier Chromosomen und Krasnoe mit drei Chromosomen) sind mit den hier beschriebenen Arten nicht identisch.

Eine morphologische Unterscheidung der Larven von *C. muratensis* und *C. nudiventris* ist nur anhand des Vorhandenseins resp. Fehlens der tubuli ventrales des 8. Abdominalsegmentes möglich. Gegenüber *C. plumosus* bestehen dagegen überschneidungsfreie Messwerte an der Kopfkapsel, von denen der bisher nicht benutzte Abstand der Lateralzähne vorwiegend grössenkorreliert sein dürfte (Tabelle 1). Schon GEIGER *et al.* (1978) wiesen an Freiland-Larven von *C. muratensis* eine im Vergleich zu *C. plumosus* geringere Kopfkapsellänge und -breite nach. Zur Unterscheidung von *C. muratensis* und *C. plumosus*, die anhand der Länge der tubuli ventrales in Grenzfällen problematisch sein kann, bietet sich ausser dem Abstand der Lateralzähne die auf dieses Mass bezogene Länge des 2. Antennengliedes an.

### 3. IMAGINES

Die grosse Ähnlichkeit nahe verwandter Arten in imaginalen Merkmalen ist bei *Chironomus* nicht ungewöhnlich. Bei europäischen *Chironomus*-Species bestehen mehrere Artengruppen, innerhalb derer eine Artunterscheidung in dieser Weise nicht möglich ist (LINDBERG & WIEDERHOLM 1979). Eine beträchtliche Schwierigkeit der Artidiagnose liegt in der grossen Variabilität imaginaler Merkmale. Besonders die Länge der Flügel als Ausdruck der Körpergrösse hat sich als abhängig von der Populationsdichte (STRENZKE 1959), der Jahreszeit (KLÖTZLI *et al.* 1971; KLÖTZLI 1974) bzw. von der Temperatur (WÜLKER *et al.* 1981) erwiesen, bei höherer Temperatur werden die Imagines durchschnittlich kleiner. Nun sind aber die Borstenzahlen des Thorax und des Analsegments sowie die AR-Werte positiv, die relative Länge des Basitarsus (LR) negativ mit der Flügellänge korreliert (STRENZKE 1959). Die beobachteten Unterschiede in der Tabelle 2 zwischen den beiden neuen Arten und *C. plumosus* sind deshalb wohl vor allem auf eine im Durchschnitt geringere Körpergrösse von *C. muratensis* und *C. nudiventris* zurückzuführen.

Ein Einbau der neuen Arten in Bestimmungsschlüssel für Imagines (STRENZKE 1959; PINDER 1978; LINDBERG & WIEDERHOLM 1979) ist problematisch, da in unserem Zuchtmaterial nicht die natürliche Variationsbreite imaginaler Messwerte erfasst worden ist. Es ist aber auch zu berücksichtigen, dass in obigen Bestimmungsschlüsseln für *C. plumosus* der untere Grenzwert der Flügellänge (5 bzw. 5,5 mm) zu hoch angesetzt ist. Nach KLÖTZLI (1974) wird dieser Grenzwert auch bei Freiland-Imagines unterschritten. Zur exakten Erkennung der Arten scheinen, wie schon mehrfach erwähnt (WÜLKER *et al.* 1981), karyologische Methoden am besten geeignet.

### ZUSAMMENFASSUNG

Zwei neue Arten der Gattung *Chironomus* (Chironomidae, Diptera), *C. muratensis* und *C. nudiventris*, die *C. plumosus* nahestehen und mit ihm sympatrisch im Murtensee (Schweiz) leben, werden anhand karyologischer, morphologischer und phänologischer Merkmale beschrieben. Die Artabgrenzung stützt sich primär auf chromosomale Differenzen. Morphologisch können die Larven von *C. muratensis* dem *semireductus*-, jene von *C. nudiventris* dem *reductus*-Typ zugeordnet werden; die Imagines lassen sich voneinander und von *C. plumosus* nicht unterscheiden. Hingegen können jahreszeitliche und vor allem tageszeitliche Unterschiede in der Laichaktivität der drei Arten nachgewiesen werden. Mit Hilfe der verfügbaren Kenntnisse wird eine *plumosus*-Artengruppe errichtet.



## DANKSAGUNG

Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds (Gesuch Nr. 3.027.76) und der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Wu 29/26). Wertvolle Mithilfe bei der Gewinnung und Aufarbeitung des Untersuchungsgutes verdanken wir Frau V. Siegfried, Frau L. Frauchiger und Herrn Dr. H. J. Geiger in Bern und Frau Rössler in Freiburg. Herrn Dr. B. Lindeberg (Helsinki) sind wir für Hinweise auf russische Literatur dankbar.

## LITERATURVERZEICHNIS

- BEERMANN, W. 1955. Cytologische Analyse eines *Camptochironomus*-Artbastards. Kreuzungsergebnisse und die Evolution des Karyotyps. *Chromosoma* 7: 198—259.
- BELYANINA, S. I. 1976. Chromosomal polymorphism of *Chironomus plumosus* L. (Chironomidae, Diptera) from different zones of its area. (Orig. russ.) *Tsitologiya* 18: 712—717.
- BÜRKI, E., R. ROTHEN und A. SCHOLL. 1978. Koexistenz von zwei cytologisch verschiedenen Populationen der Zuckmücke *Chironomus plumosus* im Murtensee. *Revue suisse Zool.* 85: 625—634.
- FISCHER, J. 1969. Zur Fortpflanzungsbiologie von *Chironomus nuditaris* STR. *Revue suisse Zool.* 76: 23—55.
- 1978. Zum Problem der Chromosomen-Evolution durch Translokationen bei *Chironomus* (Diptera). *Archiv Genetik* 51: 73—98.
- FISCHER, J. und S. ROSIN. 1967. Bastarde zwischen *Chironomus plumosus* L. und *Ch. nuditaris* STR. *Arch. Julius Klaus-Stift. Vererb-Forsch.* 42: 30—42.
- GEIGER, H. J., H. M. RYSER und A. SCHOLL. 1978. Bestimmungsschlüssel für die Larven von 18 Zuckmückenarten der Gattung *Chironomus* MEIG. (Diptera, Chironomidae). *Mitt. naturf. Ges. Bern, N.F.* 35: 89—106.
- HENNIG, W. 1948. Die Larvenformen der Dipteren. 1. Teil. Berlin.
- KEYL, H. G. 1957. Untersuchungen am Karyotypus von *Chironomus thummi*. I. Mitteilung. Karte der Speicheldrüsen-Chromosomen von *Chironomus thummi thummi* und die cytologische Differenzierung der Subspecies *Ch. th. thummi* und *Ch. th. piger*. *Chromosoma* 8: 739—756.
- 1962. Chromosomenevolution bei *Chironomus*. II. Chromosomenumbauten und phylogenetische Beziehungen der Arten. *Chromosoma* 13: 464—514.
- KEYL, H. G. und I. KEYL. 1959. Die cytologische Diagnostik der Chironomiden. I. Bestimmungstabelle für die Gattung *Chironomus* auf Grund der Speicheldrüsen-Chromosomen. *Arch. Hydrobiol.* 56: 43—57.
- KEYL, H. G. und K. STRENZKE. 1956. Taxonomie und Cytologie von zwei Subspecies der Art *Chironomus thummi*. *Z. Naturf.* 11b: 727—735.
- KLÖTZLI, A. M. 1974. Revision der Gattung *Chironomus* MEIG. V. *Chironomus nuditaris* KEYL. Morphologische Beschreibung und Vergleich mit ähnlichen Arten. *Arch. Hydrobiol.* 74: 68—81.
- KLÖTZLI, A. M., F. RÖMER und S. ROSIN. 1971. Jahreszeitliche Grössenvariation bei *Chironomus plumosus* L. *Revue suisse Zool.* 78: 587—603.
- KRIEGER-WOLFF, E. und W. WÜLKER. 1971. Chironomiden (Diptera) aus der Umgebung von Freiburg i. Br. (mit besonderer Berücksichtigung der Gattung *Chironomus*). *Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl.* 30: 133—145.
- LENZ, F. 1954—1962. Tendipedidae (Chironomidae). b) Subfamilie Tendipedinae (Chironominae). B. Die Metamorphose der Tendipedinae. — In: LINDNER, E. (ed.): *Die Fliegen der paläarktischen Region* 13c: 139—260.

- LINDBERG, B. und T. WIEDERHOLM. 1979. Notes on the taxonomy of European species of *Chironomus* (Diptera: Chironomidae). *Ent. scand.*, Suppl. 10: 99—116.
- MAKSIMOVA, F. L. 1976. The karyotype of *Chironomus plumosus* L. from the Ust'-Izhora wild population of Leningrad region. (Orig. russ.) *Tsitologiya* 18: 1264—1269.
- MAKSIMOVA, F. L. und N. A. PETROVA. 1978. Geographical variability of karyotype in *Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae). (Orig. russ.) *Zool. Zh.* 57: 1816—1826.
- MARTIN, J., W. WÜLKER und J. E. SUBLETTE. 1974. Evolutionary cytology in the genus *Chironomus* MEIGEN. *Stud. nat. Sci.* (Portales) 1, 12: 12 pp.
- PEDERSEN, B. V. 1978. Comparisons of the inversion polymorphism in three Danish populations of the midge *Chironomus plumosus* L. (Diptera: Chironomidae). *Hereditas* 89: 151—162.
- PETROVA, N. A. und F. L. MAKSIMOVA. 1978. The role of chromosome rearrangements in the speciation of Chironomids (Diptera, Chironomidae). *Genetika* 14, 7: 1201—1207.
- PINDER, L. C. V. 1978. A key to the adult males of British Chironomidae. Vol. 1, The key; Vol. 2, Illustrations of the hypopygia. *Freshwat. Biol. Assoc., Scient. Publ.* 37: 169 pp.
- RIEDWYL, H. 1975. Angewandte mathematische Statistik in Wissenschaft, Administration und Technik. Eine Einführung. *Bern und Stuttgart*.
- ROSIN, S. und J. FISCHER. 1965. Geschlechtsgekoppelte Inversionen bei *Chironomus nuditaris* STR. *Arch. Julius Klaus-Stift. Vererb-Forsch.* 41: 37—44.
- 1968. Zum Selektionswert verschiedener chromosomaler Strukturtypen von *Chironomus nuditaris* STR. *Arch. Julius Klaus-Stift. Vererb-Forsch.* 43: 31—40.
- RYSER, H. M., H. J. GEIGER und A. SCHOLL. 1978. Die Verbreitung der Zuckmücken der Gattung *Chironomus* (Diptera, Chironomidae) in der Umgebung von Bern. *Mitt. naturf. Ges. Bern, N.F.* 35: 69—87.
- RYSER, H. M., H. J. GEIGER, A. SCHOLL und W. WÜLKER. 1980. Untersuchungen über die Verbreitung der Zuckmücken-Gattung *Chironomus* in der Schweiz, mit besonderer Berücksichtigung von drei cytologisch nicht beschriebenen Arten. In: MURRAY, D. A. (ed.). *Chironomidae. Pergamon Press Oxford*.
- SAETHER, O. A. 1975. Nearctic Chironomids as indicators of lake typology. *Verh. int. Ver. Limnol.* 19: 3127—3133.
- 1980. Glossary of chironomid morphology terminology (Diptera, Chironomidae). *Ent. scand.*, Suppl. 14: 51 pp.
- SCHLEE, D. 1966. Präparation und Ermittlung von Messwerten an Chironomidae (Diptera). *Gewäss. Abwäss.* 41/42: 169—193.
- SCHOLL, A., H. J. GEIGER und H. M. RYSER. 1980. Die Evolution der Gattung *Chironomus* aus biochemisch-genetischer Sicht. In: MURRAY, D. A. (ed.). *Chironomidae. Pergamon Press Oxford*.
- STRENZKE, K. 1959. Revision der Gattung *Chironomus* MEIG. I. Die Imagines von 15 norddeutschen Arten und Unterarten. *Arch. Hydrobiol.* 56: 1—42.
- THIENEMANN, A. und K. STRENZKE. 1951. Larventyp und Imaginalart bei *Chironomus* s. s. *Ent. Tidskr.* 72: 1—21.
- WÜLKER, W., J. E. SUBLETTE und J. MARTIN. 1968. Zur Cytotaxonomie nordamerikanischer *Chironomus*-Arten. *Annl. zool. fenn.* 5: 155—158.
- WÜLKER, W., H. M. RYSER und A. SCHOLL. 1981. Revision der Gattung *Chironomus* MEIGEN (Diptera). VI. *C. holomelas* KEYL, *C. saxatilis* n. sp., *C. melanescens* KEYL. *Revue suisse Zool.* 88: 903—924.